

1

•

○

里

A

)

0

ed

緒 言

九州の夏ダイズ品種、コガネダイズ、ヒゴムスメ、メオリヒメの育成は^{1, 2, 3)}、新3号との交雑により、在来種の草型を大きくすることで収量の向上があったものと考えられている。収量に関係する量的形質の多くはポリジーンに支配されることから、これらの形質がどのように遺伝するかを全般的に検討することにした。夏ダイズの育成品種を含む在来種の10品種について、ダイアレル交雑法を適用した粒収量とこれに関係する量的形質の遺伝分析の結果について述べる。

材料及び方法

九州で栽培される夏ダイズの在来種および育成種の、1. 松浦, 2. 早生夏, 3. 新豊年, 4. オリヒメ (新3号×白莢1号), 5. コガネダイズ (新3号×松浦), 6. ヒゴムスメ (新3号×白莢1号), 7. ごうばら大豆, 8. 春日在来, 9. 石原大豆, 10. 青地の10品種を実験に供試した。10品種の正逆交雑を含む10×10のダイアレル交雑を行い、90組合せの F_1 を得た。交雑のための品種の選定にあたっては、第1表に品種特性の一部を示すように粒収量、草型の大きさ、主茎節数、百粒重など、できるだけ広範な変異を含むように留意した。

これらダイアレル交雑 F_1 および交雑親は、1982年5月1日に佐賀大学農学部圃場に播種、栽培した。栽培方法は畦幅60cm、株間20cmの1本植で、1プロット12個体の乱塊法、2反復で配置した。

調査形質は、粒収量、開花期、成熟期、主茎節数、一莢粒数、百粒重の6形質である。結果の解析は Hayman^{4, 5)}および Mather ら⁶⁾のダイアレル交雑法による遺伝分析を適用し、諸種の遺伝統計量を推定した。

結 果

ダイアレル分析に使用した親品種の粒収量および開花期、成熟期、主茎節数、一莢粒数、百粒重の各最大値と最小値の差について、また親品種と F_1 の平均値と、両者の差について第1表に示した。各形質の品種による差は、粒収量について15.8~44.6g、開花期について47.0~59.1日、成熟期について39.5~55.2日、主茎節数について10.7~16.9節、一莢粒数について1.46~1.97粒、百粒重について14.6~21.4gまでであり、それぞれ広範な変異を示すことから、ダイアレル交雑による遺伝分析の前提となる材料の大きな遺伝的変異が示唆された。

第1表に示した6形質について、 F_1 と親の平均値の差は、粒収量と百粒重をのぞいてはおおよそ中間的な値を示す。粒収量について F_1 の平均値は33.9gで、親の平均値は27.5g、両者の間の差は6.4gで、 F_1 は約23%の雑種強勢を示した。この F_1 の粒収量の増加は、粒収量が低い品種との交雑で顕著であり、早生夏とオリヒメあるいはコガネダイズ、新豊年とコガネダイズ、石原大豆、青地の各交雑で認められ、いずれも中間親に比べて40%以上の粒収量の増加がみられた。他方、粒収量の最も高いオリヒメの44.6gを越える交雑は、オリヒメ、ヒゴムスメ、青地の間の交雑であって、オリヒメ×青地の粒収量の51.8gが最も高く、中間親に比べて約30%の増加であった。百粒重については、親の平均値の17.2gに比べて F_1 は18.1gと、約5%の雑種強勢が認められた。

Hayman^{4, 5)}の方法にもとづく、正逆交雑を含むダイアレル交雑の分散分析を行なった第2表

Table 1 Diallel cross table for the mean values of grain yield and other quantitative characters.

Character	Grain yield per plant (g)	Days to flowering (day)	Flowering to maturity (day)	No. of node	No. of seed per pod	100 seed weight (g)
No. Variety						
1 Matsuura	27.7	54.7	53.3	12.5	1.58	15.9
2 Wasenatu	15.8	47.0	39.5	10.7	1.64	16.3
3 Shinhounen	18.7	52.8	51.5	11.0	1.69	18.3
4 Orihime	44.6	58.6	48.9	16.9	1.97	14.6
5 Kogamedaizu	27.7	56.0	54.5	14.0	1.59	16.4
6 Higomusume	26.4	52.1	55.2	12.6	1.83	17.1
7 Goubaradaizu	28.7	52.4	48.5	14.1	1.71	21.4
8 Kasugazairai	24.4	52.6	42.4	14.5	1.82	16.5
9 Ishiharadaizu	26.9	59.1	40.7	14.6	1.46	15.4
10 Aochi	34.6	58.7	51.6	16.5	1.69	20.1
Parent (Max.-Min.)	28.8	12.1	15.7	6.2	0.51	6.8
Parental mean (\bar{P})	27.5	54.4	48.6	13.7	1.70	17.2
F ₁ mean (\bar{F}_1)	33.9	54.6	48.5	14.1	1.70	18.1
($\bar{F}_1 - \bar{P}$) diff.	6.4**	0.2	- 0.1	0.4	0.00	0.9**

** : Significant at 1 % level.

Table 2 Variance analysis of the diallel cross tables for grain yield and other quantitative characters.

Source of variance	df	Grain yield per plant		Days to flowering		Flowering to maturity		No. of node		No. of seed per pod		100 seed weight	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Replication	1	371.3	10.6**	13.1	19.8**	132.4	30.0**	3.2	5.5*	0.000	0.0	40.6	31.9**
Genotypes													
a	9	946.1	27.1**	122.6	186.0**	345.5	78.2**	31.1	54.1**	0.118	24.7**	42.2	33.1**
b	45	110.1	3.2**	1.3	2.0**	9.6	2.2**	2.5	4.4**	0.009	1.9**	2.0	1.5*
c	9	31.3	0.9	1.2	1.8	4.5	1.0	1.2	2.1*	0.008	1.6	1.8	1.4
d	36	41.2	1.2	1.6	2.5**	3.9	0.9	0.7	1.3	0.007	1.5	1.8	1.4
Error	99	34.9		0.7		4.4		0.5		0.005		1.3	

*, ** : Significant at 5 and 1 % level, respectively.

Table 3 Variance analysis of (Wr+Vr) and (Wr-Vr) values for the test of gene independency and/or gene interaction.

Source of variance	df	Grain yield per plant		Days to flowering		Flowering to maturity		No. of node		No. of seed per pod		100 seed weight	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
(Wr+Vr)													
Array	9	1623.8	1.81	3.19	1.05	140.3	2.95	1.50	6.44**	0.275	12.65**	2.72	2.13
Brock	1	183.0	0.20	0.20	0.07	136.9	2.88	1.21	5.16*	0.057	2.64	0.01	0.01
Error	9	898.0		3.06		47.5		0.23		0.022		1.28	
(Wr-Vr)													
Array	9	868.9	7.04**	0.37	1.22	3.3	1.41	0.20	2.21	0.035	2.39	0.14	2.97
Brock	1	344.5	2.79	2.04	6.78*	13.5	5.86*	0.76	8.55*	0.023	1.53	0.12	2.63
Error	9	123.3		0.30		2.3		0.09		0.015		0.05	

*, ** : Significant at 5 and 1 % level, respectively.

Table 4. Genetic variance components and their standard errors estimated by Hayman's formulae.

Character Component	Grain yield per plant	Days to flowering	Flowering to maturity	No. of node	No. of seed per pod	100 seed weight
D	36.9±4.03**	12.6±0.58**	29.4±1.00**	3.8±0.49**	0.017±0.0032**	3.4±0.45**
H ₁	76.6±8.57**	1.7±1.23	3.3±2.12	2.2±1.05	0.013±0.0068	0.3±0.96
H ₂	77.5±7.29**	1.1±1.04	4.0±1.80	2.2±0.89*	0.006±0.0058	0.8±0.82
F	-52.6±9.29**	0.6±1.33	-5.6±2.50	1.7±1.14	0.012±0.0074	-0.6±1.04
E	34.9±1.21**	0.7±0.17**	4.4±0.30**	0.6±0.15**	0.005±0.0010**	1.3±0.14**
$\sqrt{H_1/D}$	1.44	0.37	0.33	0.75	0.87	0.32
\overline{uv}	0.25	0.15	0.30	0.26	0.12	0.54
K	5.63	2.50	2.09	6.20	1.96	3.36
h_N^{2+}	0.450	0.877	0.771	0.466	0.489	0.556
h_B^{2+}	0.646	0.909	0.805	0.732	0.612	0.614

*, **: Significant at 5 and 1 % level, respectively.

+ : After Mather and Jinks⁶⁾.

の結果によれば、6 形質のいずれについても a 項（相加的効果あるいは一般組合せ能力）と b 項（優性効果あるいは特定組合せ能力）は有意であり、その効果は、いずれの形質についても a 項（相加的効果あるいは一般組合せ能力）で大きかった。正逆交雑による差、すなわち細胞質の関与は c 項（一般組合せ能力）と d 項（特定組合せ能力）から知ることができる。成熟期の d 項と主茎節数の c 項に正逆交雑の差が認められた。いずれの形質も誤差分散が小さいこと、またそれぞれの分散は同じ形質内の他の分散に比べて小さく、正逆交雑による差はないものとして遺伝分析を進めることにした。

次に Hayman⁵⁾によるダイアレル交雑の遺伝子分析を行なうための条件として、(1) 2 倍体の分離をする、(2) 正逆交雑の間に差はない、(3) 非対立遺伝子間での相互作用はない、(4) 複対立遺伝子は関与しない、(5) 親は純系である、(6) 各親間の対立遺伝子は独立に分布している、がある。1, 2, 4, 5, 6 は満たされているものと考え、3 について以下のように検討した。Wr (r 番目の系列の F₁ と非共通親との共分散) と Vr (ダイアレル表で片親を共通とした r 番目の系列の分散) について、反復間で親間における (Wr+Vr) と (Wr-Vr) の変

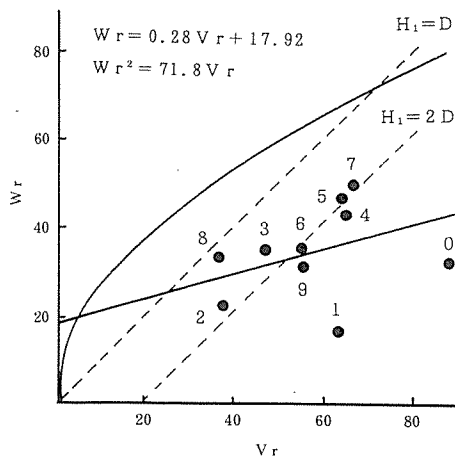


Fig. 1 Wr, Vr graph for grain yield per plant.

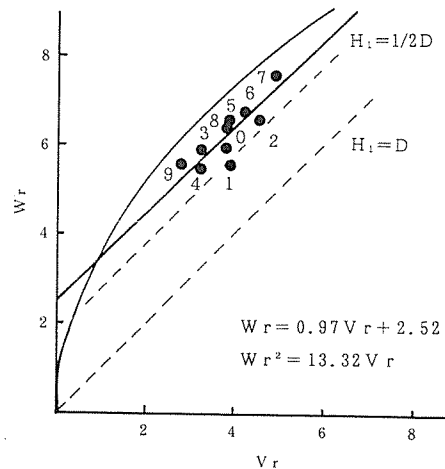
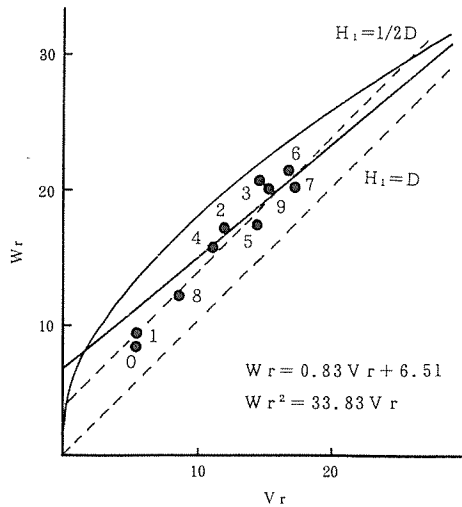
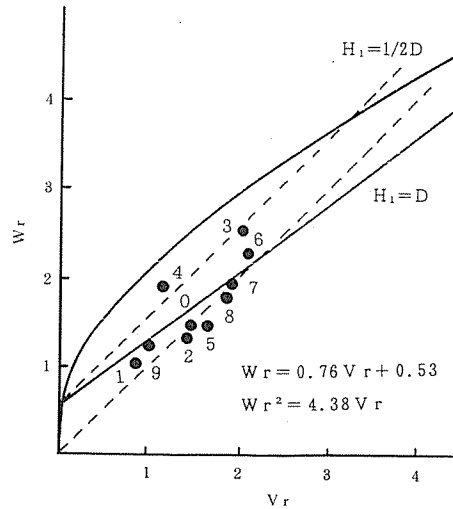
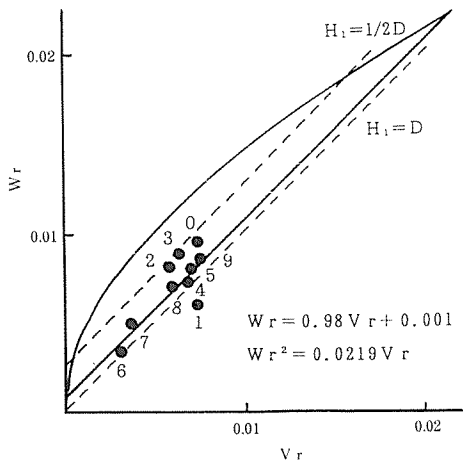
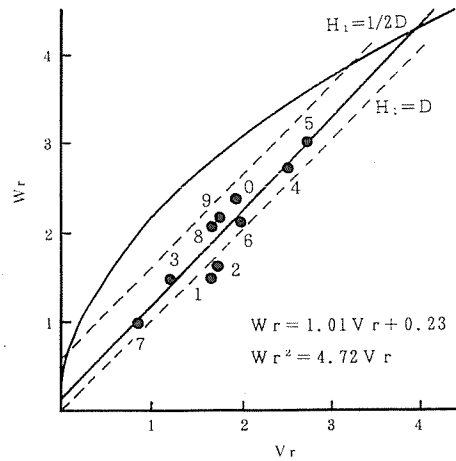


Fig. 2 Wr, Vr graph for days to flowering.

Fig. 3 W_r , V_r graph for flowering to maturity.Fig. 4 W_r , V_r graph for No. of node.Fig. 5 W_r , V_r graph for No. of seed per pod.Fig. 6 W_r , V_r graph for 100 seed weight.

動を調べるための分散分析を行なった結果を第3表に示した。全ての形質について、 $(W_r + V_r)$ が有意となり非対立遺伝子の存在を示すとともに $(W_r - V_r)$ が有意となり相互作用があるとするエピスタシスはなく、単純な相加優性のモデルを仮定しての遺伝分析が可能であると考えた。

以上のことから、本実験の6形質のデータにはダイヤレル交雑による遺伝分析が適用できることが明らかになった。Haymanの方法に従い、 W_r , V_r 等の統計量から各形質の相加的效果(D), 優性効果(H_1 および H_2)など、諸種の分散成分とそれらの標準誤差を推定した(第4表)。また、 W_r と V_r との関係を図示して、それぞれの形質に関係する遺伝子の諸特性について明らかにした(第1～6図)。

1. 粒収量 粒収量では相加的效果(D), 優性効果(H_1 および H_2), 優劣両遺伝子の頻度

(F), 環境分散 (E) の各成分はいずれも有意であった。平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は $D = H_1$ のときは完全優性である。平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は 1.44 と 1 より大きく、粒収量が高い方向に超優性を示した。また、これら遺伝子座は $H_1 \neq 0$ で、 $H_1 - H_2 = 0$ であることから、正遺伝子の頻度 (u) とその対立する負遺伝子 (v) の頻度は等しく、対立遺伝子の平均頻度 (\overline{uv}) は 0.25 とほぼ同数である。優劣両遺伝子の頻度 (F) は負であることから、親全体では劣性遺伝子の頻度が高い。(最大の親の値 - 最小の親の値)² / 4 D から推定される有効因子数 (K) は 5.63 で、関与する対立遺伝子は 5 ~ 6 個と考えられる。遺伝率は狭義 (h_N^2) で 0.450, 広義 (h_B^2) で 0.646 であった。次に粒収量について W_r と V_r の関係を第 1 図に示した。親の推定された (W_r, V_r) の各点は、座標の中心を通らず超優性となる $H_1 = 2D$ の直線を中心とした位置に分布する。また、 W_r の V_r に対する回帰直線の勾配は 1 とはならず非対立遺伝子間の相互作用が認められた。粒収量に関与する遺伝子は、相加的效果、優性効果、超優性と非対立遺伝子間の相互作用があり、単純な相加、優性の遺伝子モデルが適合しないことを示している。

2. 開花期 開花期では相加的效果 (D) と環境分散 (E) が有意であり、優性効果 (H_1 および H_2) は小さいことから平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は 0.37 とほとんど優劣性のない不完全優性を示した。有効因子数 (K) は 2.50 で、関与する対立遺伝子は 3 ~ 4 個と推定される。優性効果 (H_1 および H_2) は 0 と推定されたことから遺伝率は狭義 (h_N^2)、広義 (h_B^2) とともにほとんど同一となり、環境分散 (E) が小さいことから、それぞれ 0.877 と 0.909 の高い値が得られた。開花期について W_r と V_r の関係を第 2 図に示した。親の推定された (W_r, V_r) の各点は、 $H_1 = 1/2 D$ の直線より上に分布し、 W_r の V_r に対する回帰直線は 1 から有意に異なっていなかった。この形質はほとんどが相加的效果によって支配されることが明らかとなった。

3. 成熟期 成熟期の遺伝子作用は開花期とほぼ同じであり、相加的效果 (D) と環境分散 (E) が有意であり、優性効果 (H_1 および H_2) は小さく、平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は 0.33 とほとんど優劣性のない不完全優性を示した。有効因子数 (K) は 2.09 で、関与する対立遺伝子は 2 個と推定される。優性効果 (H_1 および H_2) は 0 と推定されたことから遺伝率は狭義 (h_N^2)、広義 (h_B^2) とともにほとんど同一となり、環境分散 (E) が小さいことから、それぞれ 0.771 と 0.805 の高い値が得られた。成熟期について W_r と V_r の関係を第 3 図に示した。親の推定された (W_r, V_r) の各点は、完全優性の $H_1 = 1/2 D$ の直線上に分布し、 W_r の V_r に対する回帰直線は 1 から有意に異なっていなかった。この形質は優性効果は小さく大部分が相加的效果に支配されることが明らかとされた。

4. 主莖節数 主莖節数では相加的效果 (D)、優性効果 (H_1 および H_2)、環境分散 (E) が有意であり、優性効果 (H_1 および H_2) では特定組合せの優性効果 (H_2) が有意となった。主莖節数の平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は 0.75 の不完全優性を示し、正と負の対立遺伝子の平均頻度 (\overline{uv}) は 0.26 とほぼ同数である。有効因子数 (K) は 6.20 で、関与する対立遺伝子は 6 個と推定された。優性効果 (H_1 および H_2) がわずかにあること、相加的效果 (D) に比べて環境分散 (E) が大きいことから、推定された遺伝率は低く、狭義 (h_N^2) で 0.446, 広義 (h_B^2) で 0.732 であった。主莖節数の W_r と V_r の関係を第 4 図に示した。親の推定された (W_r, V_r) の各点は、 $H_1 = 1/2 D$ と $H_1 = D$ の直線の間に分布し、 W_r の V_r に対する回帰直線は 1 から有意に異なっていなかった。この形質は優性効果は小さく遺伝子の大部分が相加的效果に支配され、非対立遺伝子間の相互作用はなく、単純な相加優性の遺伝子モデルが適合することを示している。

5. 一莢粒数 一莢粒数では相加的效果 (D) と環境分散 (E) が有意であり、優性効果 (H_1 および H_2) は 0 と推定されたが相加的效果 (D) との差は小さく、平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$)

は0.87の部分優性を示した。有効因子数(K)は1.96で、関与する対立遺伝子は2個と推定される。遺伝率は相加的效果(D)が、他の優性効果(H_1 および H_2)、環境分散(E)等に比較してあまり差がないことから、狭義(h_N^2)、広義(h_B^2)とも低くなり、それぞれ0.489と0.612であった。一莢粒数の W_r と V_r の関係を第5図に示した。親の推定された(W_r , V_r)の各点は、 $H_1 = 1/2 D$ と $H_1 = D$ の直線の間に分布し、 W_r の V_r に対する回帰直線は1から有意に異なっていなかった。この形質は遺伝子の大部分が相加的效果に支配され、非対立遺伝子間の相互作用はなく、単純な相加、優性の遺伝子モデルが適合することを示している。

6. 百粒重 百粒重は相加的效果(D)、環境分散(E)が有意であり、優性効果(H_1 および H_2)は0と推定されたが相加的效果(D)との差は小さく、平均優性度($\sqrt{H_1/D}$)は0.32の部分優性を示した。正と負の対立遺伝子の平均頻度(\overline{uv})は0.54と対立する負遺伝子の頻度がやや高い。有効因子数(K)は3.36で、関与する対立遺伝子は3~4個と推定された。遺伝率は環境分散(E)が大きいことから、狭義(h_N^2)、広義(h_B^2)とも低くなり、それぞれ0.556と0.614であった。百粒重の W_r と V_r の関係を第6図に示した。親の推定された(W_r , V_r)の各点は、 $H_1 = 1/2 D$ と $H_1 = D$ の直線の間に分布し、 W_r の V_r に対する回帰直線は1から有意に異なっていなかった。この形質は遺伝子の大部分が相加的效果に支配され、非対立遺伝子間の相互作用はなく、単純な相加優性の遺伝子モデルが適合することを示している。

考 察

多くの遺伝子を含む品種間交雑のダイアレル分析から、諸種の形質について、遺伝子の特性とか遺伝様式を広範囲に知ることが出来る。交雑による全体の変異について、固定できる変異(相加的效果)と固定できない変異(優性効果と環境変異)を分離して、固定できる変異の割合を、また、平均優性度、有効因子数などを知ることができるので、交雑組合せの選定とか交雑初期世代の選抜のためにはきわめて有効であり、特に、選抜が難しい量的形質には有力な情報源となる。

ダイズのダイアレル分析は、Leffellら⁷⁾が10品種を親とする F_1 を用いて、収量を含む9形質の遺伝分析から、収量は超優性、粒重は部分優性、開花期と成熟期はわずかに部分優性であったと報告しており、Weberら⁸⁾も同様の結果を得ている。

本実験の収量を含む6形質のダイアレル分析から、粒収量は、優性部分が相加的部分より大きく超優性の範囲にあり、かなりの程度のエピスタシスが示された。収量に関係する遺伝子について、粒収量そのものを支配する遺伝子の存在は考えにくいことである。コガネダイズ、ヒゴムスメ、オリヒメの育成^{1, 2, 3)}では、白莢一号、松浦の在来種を新3号との交雑で草型を大きくした。また、成育期間も長くなったことから乾物生産量も大きくなったことなど、収量は、多くの遺伝子に支配される形質が総合的に表現されたものと考えられる。収量の超優性は、これら関係する遺伝子の相加的效果に加えて優性効果及び非対立遺伝子間相互作用の大きいことを示すものであり、遺伝分散のほとんどが固定しない変異であることから、収量の交雑初期世代の選抜は極めて困難であることを示すものである。他の開花期、成熟期の優性効果はほとんどなく、わずかに部分優性で、主茎節数、一莢粒数、百粒重については部分優性であった。これらの形質は、優性効果が少なく、ほとんどが相加的效果に支配されていることから、初期世代の選抜の有効性を示すものである。有効因子数についてみると、粒収量は5~6因子であり、開花期、成熟期はそれぞれ2~3因子と2因子、主茎節数は6因子、一莢粒数は2因子、百粒

重は 3～4 因子であった。遺伝率の大きさは、優性効果の大きさによって狭義と広義の遺伝率の差となるが、環境分散が大きいと遺伝率は低下する。狭義の遺伝率は、開花期と成熟期では 0.887 と 0.771 と高く、収量、主茎節数、一莢節数、百粒重では、それぞれ 0.450, 0.466, 0.489, 0.556 と低かった。

摘 要

ダイズ 10 品種の正逆交雑について、親と F_1 の関係からダイヤレル分析を行なった。分析は、親の 10 品種と 90 組合せの F_1 について、粒収量とその他の量的形質について行い、第 1 表にそれぞれの平均値を示した。供試品種の各形質の変異は、品種間の遺伝的変異の大きいことを示唆している。粒収量と百粒重について、90 組合せの F_1 の平均値は親の平均値と比較して大きく、残る他の形質では差は認められなかった。雑種強勢の程度は F_1 と親の平均値の差で示され、粒収量と百粒重ではそれぞれ約 23% と 5% と高かった。6 種類の形質に関して親と F_1 の分散分析から、相加的效果と優性効果が有意となり、正逆交雑による差は認められなかった (第 2 表)。それぞれの形質の分散成分を Hayman の方法から推定し (第 4 表)、 W_r と V_r の関係を図示した (第 1～6 図)。 F_1 の粒収量は超優性となり、相加的效果と優性効果、および非対立遺伝子間の相互作用のあることを示した。開花期と成熟期にはわずかな部分優性が、主茎節数、一莢粒数、百粒重では部分優性が認められ、これらの形質に関して相加優性の遺伝子モデルが適合し、非対立遺伝子間の相互作用は認められなかった。

引 用 文 献

1. 百島敏雄・吉富 進 (1959). 夏大豆品種「コガネダイズ」について。九州農業研究 21: 15～17.
2. 熊本 司・百島敏雄・吉富 進・広瀬季玄 (1966). 夏大豆品種「ヒゴムスメ」。佐賀県農試研究報告 12: 119～140.
3. 農林水産技術会議事務局 (1969). 畑作物の新品種。オリヒメ 81～84.
4. Hayman, B. I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235～244.
5. ——— (1954). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789～809.
6. Mather, K. and J. L. Jinks (1982). Biometrical genetics (3rd Edn.) Chapman and Hall, London. 255～291.
7. Leffell, R. C. and M. G. Weiss (1958). Analyses of diallel crosses among ten varieties of soybeans. *Agron. Jour.* 50: 528～534.
8. Weber, C. R., L. T. Emping and J. C. Thorne (1970). Heterotic performance and combining ability of two-way F_1 soybean hybrids. *Crop Sci.* 10: 159～160.